

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И ОСОБЕННОСТИ КАРИОТИПОВ ВИДОВ РОДА *PSEUDANODONTA* (MOLLUSCA, BIVALVIA, UNIONIDAE) ФАУНЫ УКРАИНЫ

Р. К. Мельниченко, Л. Н. Янович

Житомирский педагогический университет им. Ивана Франко, ул. Б. Бердичевская, 40, Житомир, 10002 Украина

Получено 14 января 2000

Биология размножения и особенности кариотипов видов рода *Pseudanodonta* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) фауны Украины. Мельниченко Р. К., Янович Л. Н. — Исследовано размножение *Pseudanodonta* с. *complanata* в условиях Центрального Полесья. Определены сроки нереста, особенности гаметогенеза, плодовитость *P. c. complanata* (Rossmäessler, 1835) из бассейна Припяти. Впервые описаны кариотипы *P. c. complanata* ($2n=24m+12sm+2sm-st=38$, $NF=76$) и *P. kletti* (Rossm., 1835) ($2n=28m+10sm=38$, $NF=76$). Половые хромосомы у обоих видов не идентифицированы.

Ключевые слова: *Pseudanodonta complanata complanata*, *P. kletti*, размножение, кариотип, Украина.

Reproduction and Peculiarities of Karyotypes of Species of the Genus *Pseudanodonta* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) in Ukrainian Fauna. Melnychenko R. K., Janovich L. N. — Reproduction of *Pseudanodonta* is investigated in Central Polissya. The terms of spawning, peculiarities of gametogenesis and fertility of *P. c. complanata* (Rossmäessler, 1835) from reservoirs of Prypyat are determined. The karyotypes of *P. c. complanata* ($2n=24m+12sm+2sm-st=38$, $NF=76$) and *P. kletti* (Rossm., 1835) ($2n=28m+10sm=38$, $NF=76$), are reported for the first time.

Key words: *Pseudanodonta complanata complanata*, *P. kletti*, reproduction, karyotype, Ukraine.

Введение

Перловицевые — важные компоненты водных экосистем, поэтому всестороннее изучение различных аспектов их биологии представляет неоспоримый интерес. Однако исследования биологии размножения перловицевых весьма немногочисленны. Отдельные сведения, касающиеся этого вопроса, содержатся в работах В. И. Жадиной (1938), С. К. Троицкого (1939), Г. С. Иванчика (1970), А. П. Стадниченко (1984), некоторых польских авторов (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993). Репродуктивные циклы перловицевых подробно исследовались в Украинском Полесье (Янович, Стадниченко, 1996; Янович, 1997). Следует отметить, что наименее изучена биология размножения моллюсков подсемейства *Pseudanodontinae*, немногочисленного и малоизученного в Украине.

В большинстве вышеупомянутых работ авторы дают описание глотидиев, указывают сроки нереста, плодовитость *Pseudanodonta complanata* (Rossmäessler, 1835) (= *Anodonta complanata*), зачастую имея в виду сборный вид. Л. А. Антонова впервые дает сравнительное описание морфологии раковин глотидий для *P. complanata*, *P. kletti* (Rossm., 1835), *P. anatina* (L., 1738), *P. elongata* (Hollandre, 1836) из водоемов СССР. В настоящей работе приводятся результаты исследований гаметогенеза, нереста, плодовитости *P. complanata* в Центральном Полесье.

В последние годы для решения ряда вопросов, связанных с исследованием эволюционных процессов, механизмов видообразования, репродуктивной изоляции, для уточнения систематического положения организмов все чаще используется кариотип животных. Семейство Unionidae изучено кариологами крайне недостаточно. Хромосомные числа ($2n$, n) и морфология хромосом описаны для 6 видов европейских перлов (табл. 1). Кариологическое исследование *Pseudanodontinae* до настоящего времени не проводилось.

Материал и методы

Материалом послужили собственные сборы авторов за период 1996–1999 гг. из бассейнов Припяти (рр. Уж, Уборть, Иква) и Северского Донца (р. Уды). *P. complanata complanata* (Ziegler in Rossmäessler, 1835) — 60 ♀, 42 ♂. *P. kletti* (Rossmäessler, 1835) — 12 ♀, 9 ♂. Кариологически исследованы 21 экз. *P. complanata complanata* из 3 популяций (р. Уж, Ушомир, Житомирская обл. — 10 экз.; р. Уборть, Кишин,

позволяют сделать вывод о том, что данный вид, в отличие от большинства клаузилиид, хорошо приспособлен к обитанию в урбоэкосистемах. Отсутствие же его в определенных биотопах Львова (молодых парках, скверах, возможно, даже отдельных уличных древесно-кустарниковых насаждениях), объясняется не непригодностью таких биотопов для существования *L. plicata*, а отсутствием путей для их заселения моллюсками.

- Байдашиников А. А. Особенности вертикального распределения наземной малакофауны Закарпатья. — Киев, 1985. — 13 с. — Деп. в ВИНТИ 15.01.85, № 2617.
- Байдашиников А. А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение 1. Видовой состав и связь моллюсков с растительным покровом // Вестн. зоологии. — 1992. — № 4. — С. 13–19.
- Сверлова Н. В. Особенности видового состава и экологии некоторых групп беспозвоночных в парках и лесопарках города Львова // Проблемы почвенной зоологии : Материалы докл. I Всерос. совещ. — Ростов-на-Дону : Изд-во обл. ИУУ, 1996. — С. 143–145.
- Сверлова Н. В. Деякі зміни у видовому складі наземної малакофауни Львова за останні 100 років // Наук. зап. ДПМ НАН України. — Львів, 1997. — 13. — С. 65–68.
- Крамаренко С. С. Влияние факторов внешней среды на географическую изменчивость конхологических признаков крымских моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) // Журн. общ. биол. — 1997. — 58, № 1. — С. 94–101.
- Лихарев И. М. Клаузилииды (Clausiliidae) // Моллюски. — М. ; Л. : Наука, 1962. — 317 с. — (Фауна СССР; Т. 3, вып. 4. Нов. сер., № 83).
- Шиков Е. В. Влияние хозяйственной деятельности человека на распространение наземных моллюсков // Охрана природы Верхневолжья. — Калинин : Изд-во КГУ, 1979. — С. 30–50.
- Alexandrowicz S. W. Ruins of Carpathian castles as refuges of land snails // Ochrona Przyrody. — 1995. — 52. — P. 3–18.
- Jacob U. Eignen sich terrestrische Gastropoden als Bioindikatoren für die Belastung der Atmosphäre in Siedlungs- und Industrieballungsgebieten? // Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-naturwiss. — 1980. — R. 29, H. 6. — S. 598–606.
- Kerney M. P., Cameron R. A. D., Jungbluth J. H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. — Hamburg ; Berlin : Parey, 1983. — 384 S.
- Klausnitzer B., Hübner M. Zur Landschneckenfauna des Stadtgebietes von Leipzig (Gastropoda, Stylommatophora) // Malakol. Abh. Mus. Tierk. — Dresden, 1989. — 14, N 14. — S. 119–124.
- Streib U. Verbreitungsmuster rezenter Schnecken im Stadtgebiet von Mainz (Mollusca: Gastropoda) // Mainzer Naturw. Arch. — 1984. — 22. — S. 149–209.
- Urbaniski J. Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna der Wojewodschaft Poznan // Frag. Faun. Mus. Zool. Pol. Warszawa. — 1933. — 2, N 7. — S. 63–95.

Таблица 1. Хромосомы европейских перловицевых

Table 1. Chromosomes of the European

Вид	Число хромосом		Кариотип	Место сбора	Автор
	n	2n			
<i>Anodonta anatina</i>		38	20m+6m-sm+12sm=38, NF=76	Diemen Lake, Netherlands	Van Griethuythen et al., 1969
<i>Unio pictorum</i>		38	16m+2m-sm+20sm=38, NF=76	там же	тот же
<i>Unio pictorum</i>	19	38	26m+8sm+4sm-st=38, NF=76	р. Тетерев, Житомир, Украина	Мельниченко, 2000
<i>Unio pictorum</i>	19	38	32-34m-sm+4-6t=38, NF=70-72	ГРЭС, Вильнюс, Литва	Баршене, Петкявичюте, 1988
<i>Unio conus</i>	19	38	22m+14sm+2st=38, NF=76	р. Тетерев, Житомир, Украина	Мельниченко, 2000
<i>Unio elongatulus</i>	19			Brenta River, Italy	Vitturi et al., 1982
<i>Unio tumidus</i>	19	38	38m-sm, NF=76	ГРЭС, Вильнюс, Литва	Баршене, Петкявичюте, 1988
<i>Crassiana crassa</i>	19	38	38m-sm, NF=76	ГРЭС, Вильнюс, Литва	Баршене, Петкявичюте, 1988

Житомирская обл. — 3 экз.; р. Уды, Н. Бавария, Харьковская обл. — 8 экз.) и 9 экз. *P. kletti* из 2 популяций (р. Уж, Ушомир — 6 экз., р. Уборть, Кишин — 3 экз.). Сбор моллюсков осуществляли ежемесячно в течение года вручную на глубинах до 1,5 м (для изучения хромосомных наборов — в июле-сентябре).

При вскрытии моллюсков определяли их пол, наличие жаберной "беременности". Препараты гонад моллюсков изготавливали и окрашивали по описанным ранее методикам (Янович, Стадниченко, 1996). Стадии зрелости гонад определяли по шкале А. А. Львовой и Г. Е. Макаровой (1990).

Препараты хромосом изготавливали методом раскапывания клеток жабер и семенников (Макгрегор, Варли, 1986; Баршене, 1990), модифицированным Мельниченко (2000). Накопление клеток на стадии метафазы достигалось путем инъекции 0,02–0,05%-ного раствора колхицина в мышцы ноги на 17–21 час. Окраску препаратов производили 6%-ным раствором азур-зозина по Романовскому, приготовленному на фосфатном буфере (РН 6,8). Поиск и анализ метафазных пластинок осуществляли на микроскопе "Биолам" (увеличение 200 и 900). Метафазные пластинки с удачным расположением хромосом и средней степенью спирализации фотографировали (пленка "Микрат Н") при помощи фотонасадки МФН 11. Исследовано 58 метафазных пластинок *P. kletti* и 112 пластинок *P. complanata*. Фотографии 15 метафазных пластинок сходной спирализации использованы для кариограммного анализа и построения идиограмм. Классификация хромосом осуществлена по методу Левана (Levan et al., 1964). Результаты измерений обработаны методами вариационной статистики (Лакин, 1973).

Результаты и обсуждение

Возрастной состав популяций *Pseudanodonta* характеризуется преобладанием 3–6-летних особей. Самки в них преобладают в количественном отношении над самцами (1:0,83).

Биологию размножения изучали на примере одной из полесских популяций *P. complanata*. (р. Уборть, Кишин). *Pseudanodonta* начинают размножаться в 3–4-летнем возрасте. Гонады у них формируются на конец второго-начало третьего года жизни, то есть несколько позже, чем у *Colletopterum* и *Anodonta* (Янович, Стадниченко, 1996). Это объясняется приуроченностью *Pseudanodonta* к рекам с быстрым течением, относительно невысокими температурами воды и коротким теплым летним периодом в местах их обитания. Сроки половозрелости, начало, конец и интенсивность размножения зависят от температурного режима водоемов (Янович, Стадниченко, 1996).

У *P. complanata* гаметогенез (I стадия) начинается со середины февраля. К этому времени ацинусы гонад еще весьма мелкие, однако, в них постепенно увеличивается число оогониев (рис. 1, а). Первая стадия зрелости гонад (начало гаметогенеза) длится довольно долго, и только в середине июня гонада переходит во вторую стадию зрелости (активный гаметогенез). Ооциты растут. Они неправильной формы, широким своим основанием прилегают к стенкам ацинусов. Последние в этот период увеличиваются, количество соединительной ткани между ними становится все меньше и меньше (рис. 1, б). В середине июля наступает преднерестовая стадия (рис. 1, в). Крупные ооциты заполняют собой всю полость гонад. Большинство из них к этому времени теряют связь со стенками ацинусов. В середине августа начинается нерест (IV ста-

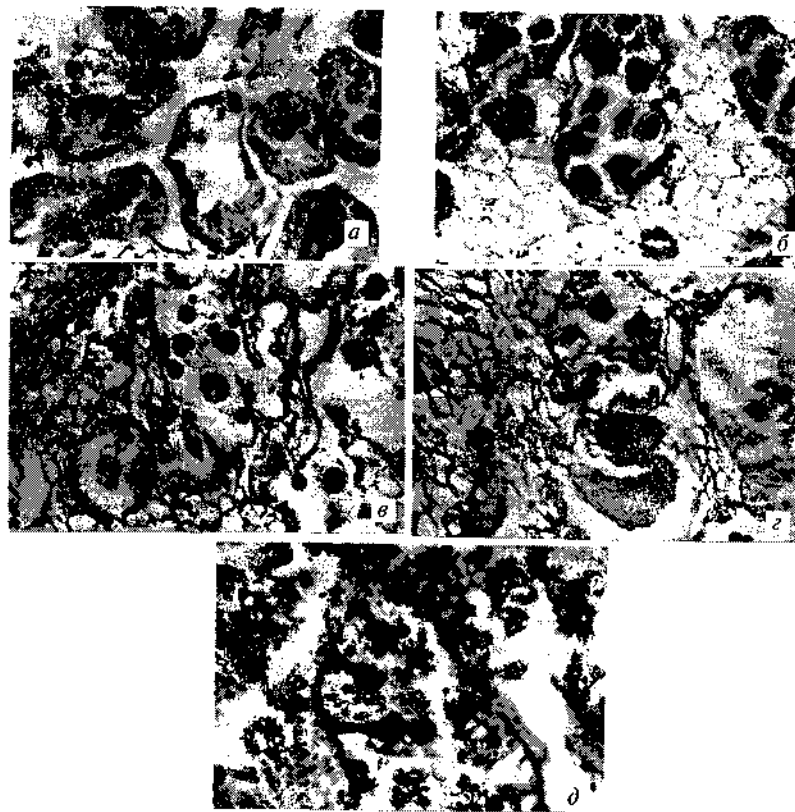


Рис. 1. Стадии зрелости гонад самки *Pseudanodonta complanata* ($\times 100$): а-г — стадии I–IV; д — нулевая (посленерестовая).

Fig. 1. Stages of the gonad maturity in females of *Pseudanodonta complanata* ($\times 100$): а-г — stage I to IV; д — “zero” stage (gonad after spawning).

стадия), который длится около 2 недель (рис. 2). В это время вся гонада заполнена крупными ооцитами, свободно лежащими в просветах ацинусов. Сами ацинусы крупные и тонкостенные (рис. 1, г). В середине сентября в марсупиях начинают встречаться сформированные глохидии. Однако еще до начала ноября в гонадах наблюдается достаточно много крупных дозревающих ооцитов, которые не выбиваются, а позже постепенно резорбируются (рис. 1, д). Лишь в середине января ацинусы почти пусты. Именно в этом и заключается особенность протекания нулевой (посленерестовой) стадии зрелости гонад у *Pseudanodontinae* по сравнению с *Anodontinae*, у которых после откладывания яиц в жабры ацинусы оказываются опустошенными до следующей весны. У самцов гаметогенез идет синхронно самкам (рис. 3, а-е).

В середине марта—начале апреля происходит выбивание глохидиев. Наблюдается прямая зависимость между размерами самок и их абсолютной плодовитостью. Количество глохидиев в 2 полужабрах находится в пределах 21–40 тыс. экз., что значительно меньше, чем у *Anodonta* (200 тыс.—1 млн. экз.). Такая невысокая плодовитость этих моллюсков в некоторой степени объясняет низкие показатели плотности поселения *Pseudanodonta* и небольшую встречаемость.

Диплоидный набор *P. s. complanata* включает 19 пар хромосом ($2n=38$). Модальное число обнаружено в 56,25% метафазных пластинок (табл. 2). Абсолютная длина хромосом варьирует от 2,14 до 4,63 мкм (табл. 3). Кариотип полесских популяций представлен мета- и субметацентрическими хромосомами, равномерно убывающими по длине (рис. 4, табл. 3). Субметацентриками являются 6-, 8-, 10-, 11-, 13-, 15-, 16-я пары хромосом, остальные пары — метацентрики. В кариотипе популяции из бассейна Северского Донца (р. Уды) 11-я пара хромосом субтелоцентрическая. Хромосомная

Таблица 2. Диплоидное число хромосом в клетках *Pseudanodonta complanata* и *P. kletti*
 Table 2. Diploid chromosomes number in cells of *Pseudanodonta complanata* and *P. kletti*

Диплоидное число хромосом, 2n	<i>P. complanata</i>		<i>P. kletti</i>	
	число метафазных пластинок	встречаемость, %	число метафазных пластинок	встречаемость, %
20	1	0,89	3	5,17
21	1	0,89	1	1,17
22	2	1,79	1	1,17
23	1	0,89	1	1,17
24	1	0,89	—	—
26	4	3,57	2	3,45
28	5	4,46	2	3,45
30	2	1,79	3	5,17
32	9	8,04	2	3,45
34	7	6,25	2	3,45
36	9	8,04	2	3,45
37	7	6,25	5	8,62
38	63	56,25	32	55,17
39	—	—	1	1,17
40	—	—	1	1,17
Всего исследовано пластинок		112	58	

формула $2n=24m+12sm+2sm-st=38$. Основное число $NF=76$. Половые хромосомы не идентифицированы.

Кариотип *P. kletti* тоже представлен 19 парами хромосом ($2n=38$), образующих равномерно убывающий по длине ряд. Модальное число хромосом выявлено в 55,17% метафазных пластинок (табл. 2). Абсолютная длина хромосом варьирует от 2,90 до 4,61 мкм (табл. 4). Субметацентрическими являются 6-, 8-, 10-, 15-, 16-я пары хромосом, остальные — метацентрики (табл. 4, рис. 5). Хромосомная формула $2n=28m+10sm=38$. Основное число $NF=76$. Кариотипы мужских и женских особей не отличались.

Таблица 3. Основные параметры хромосом *Pseudanodonta c. complanata*
 Table 3. The main parameters of chromosomes of *Pseudanodonta c. complanata*

Хромо- сомная пара	Абсолютная длина, мкм		Относительная длина, %		Центромерный индекс, %		Тип хромосом	
	$\bar{x} \pm m_x$		$\bar{x} \pm m_x$		$\bar{x} \pm m_x$			
	р. Уж	р. Уды	р. Уж	р. Уды	р. Уж	р. Уды	р. Уж	р. Уды
1	4,21±0,10	4,63±0,09	6,95±0,27	7,48±0,15	45,67±0,29	49,67±0,14	m	m
2	3,85±0,07	4,23±0,07	6,40±0,17	6,67±0,74	42,76±1,11	44,76±1,09	m	m
3	3,64±0,11	4,02±0,11	6,38±0,08	5,98±0,10	47,31±0,56	45,59±0,43	m	m
4	3,60±0,18	3,88±0,12	6,30±0,10	5,86±0,10	44,51±1,21	48,51±1,04	m	m
5	3,49±0,17	3,87±0,16	6,10±0,07	5,82±0,09	45,09±1,14	44,96±1,01	m	m
6	3,44±0,13	3,82±0,14	6,02±0,09	5,73±0,11	34,12±0,90	30,16±0,78	sm	sm
7	3,26±0,15	3,72±0,11	5,71±0,08	5,45±0,09	45,84±0,73	46,76±0,65	m	m
8	3,17±0,11	3,63±0,11	5,58±0,06	5,38±0,08	36,80±1,09	29,12±1,04	sm	sm
9	3,10±0,10	3,56±0,12	5,42±0,03	5,31±0,06	45,34±0,59	45,52±0,51	m	m
10	3,06±0,14	3,46±0,11	5,30±0,05	5,24±0,05	36,80±1,05	34,80±1,03	sm	sm
11	2,91±0,13	3,13±0,16	4,76±0,04	5,09±0,06	34,34±1,15	25,81±1,01	sm	st
12	2,88±0,09	3,08±0,11	4,71±0,05	4,98±0,05	46,18±0,42	46,12±0,40	m	m
13	2,80±0,07	2,96±0,06	4,60±0,06	4,79±0,09	35,14±1,07	29,86±1,00	sm	sm
14	2,74±0,16	2,91±0,11	4,59±0,08	4,68±0,08	46,12±0,58	45,26±0,44	m	m
15	2,72±0,12	2,89±0,10	4,57±0,07	4,65±0,09	33,99±2,0	32,35±1,56	sm	sm
16	2,58±0,09	2,81±0,06	4,43±0,04	4,57±0,08	31,44±0,09	31,84±0,08	sm	sm
17	2,51±0,05	2,69±0,09	4,22±0,03	4,38±0,05	47,81±0,07	44,25±0,06	m	m
18	2,37±0,13	2,58±0,11	4,16±0,06	4,12±0,09	45,23±0,08	44,83±0,07	m	m
19	2,14±0,12	2,41±0,14	3,80±0,05	3,82±0,08	46,28±0,09	46,28±0,08	m	m

Примечание. Данные для популяции из р. Уж (Ушомир) основаны на измерении 10 пластинок, для популяции из р. Уды (Н. Бавария) — 8 пластинок.

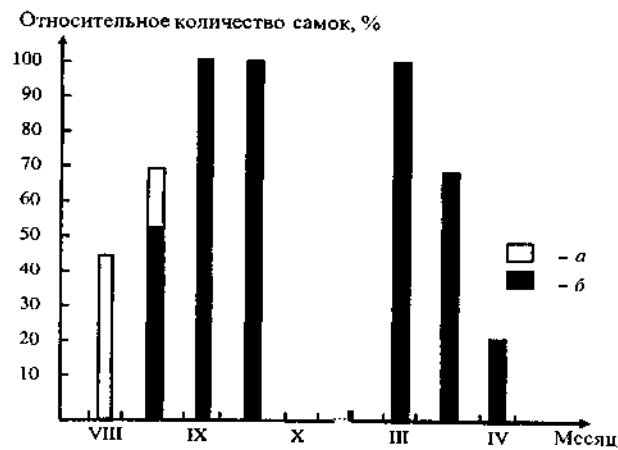


Рис. 2. Процент «беременных» самок *Pseudanodonta complanata* (Уборть, с. Кишин): а — самки, содержащие формирующихся зародышей; б — самки со зрелыми глосидиями.

Fig. 2. Share of gravid females in the population of *Pseudanodonta complanata* (Uborť, v. Kyshyn): а — females with developing embryos; б — females with mature glochidia.

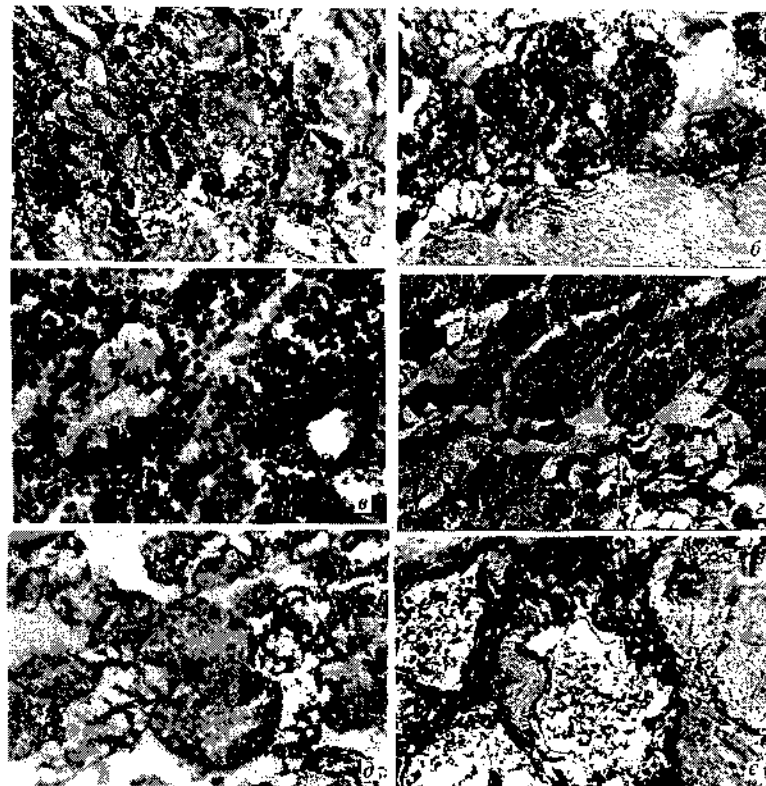


Рис. 3. Стадии зрелости гонад самца *Pseudanodonta complanata* ($\times 100$): а-б — I-II; в — аномальный шар ($\times 200$); г-д — III-IV; е — нулевая (посленерестовая).

Fig. 3. Stages of the gonad maturity in males of *Pseudanodonta complanata* ($\times 100$): а-б — stage I to II; в — abnormal spermiogenesis ($\times 200$); г-д — stage III to IV; е — “zero” stage (after spawning).

Следовательно, кариотипы 2 видов *Pseudanodonta* весьма сходны по числу хромосом их морфологии, что видно и по идиограммам хромосомных наборов (рис. 4, 5). Статистически достоверные отличия между сравниваемыми видами наблюдаются лишь по центромерному индексу 11-й и 13-й пар хромосом, которые можно считать

Таблица 4. Основные параметры хромосом *Pseudanodonta kletti*.Table 4. The main parameters of chromosomes of *Pseudanodonta kletti*

Номер хромосомной пары	Абсолютная длина, мкм $\bar{x} \pm m_x$	Относительная длина, % $\bar{x} \pm m_x$	Центромерный индекс, % $\bar{x} \pm m_x$	Тип хромосом
1	4,61±0,32	7,01±0,17	46,14±1,16	m
2	4,33±0,22	6,56±0,10	46,39±0,54	m
3	4,27±0,21	6,46±0,09	46,65±0,98	m
4	4,03±0,24	6,29±0,07	46,53±1,47	m
5	3,94±0,17	5,95±0,12	45,31±1,29	m
6	3,87±0,24	5,86±0,14	36,93±1,84	sm
7	3,73±0,25	5,62±0,12	45,45±0,70	m
8	3,66±0,26	5,52±0,15	36,46±0,96	sm
9	3,55±0,27	5,33±0,11	46,76±0,79	m
10	3,51±0,23	5,28±0,11	33,51±1,78	sm
11	3,43±0,17	5,17±0,11	40,87±0,73	m
12	3,34±0,19	5,02±0,11	43,29±1,54	m
13	3,29±0,19	4,94±0,13	46,55±0,76	m
14	3,20±0,18	4,81±0,15	47,12±0,31	m
15	3,19±0,22	4,76±0,19	36,17±1,7	sm
16	3,14±0,18	4,72±0,16	37,44±2,13	sm
17	3,09±0,20	4,63±0,18	44,94±1,14	m
18	2,99±0,22	4,46±0,20	47,06±0,72	m
19	2,90±0,23	4,34±0,21	46,16±0,93	m

Примечание. Данные имеются только для популяции из р. Уж (Ушомир), основанные на измерении 15 пластинок.

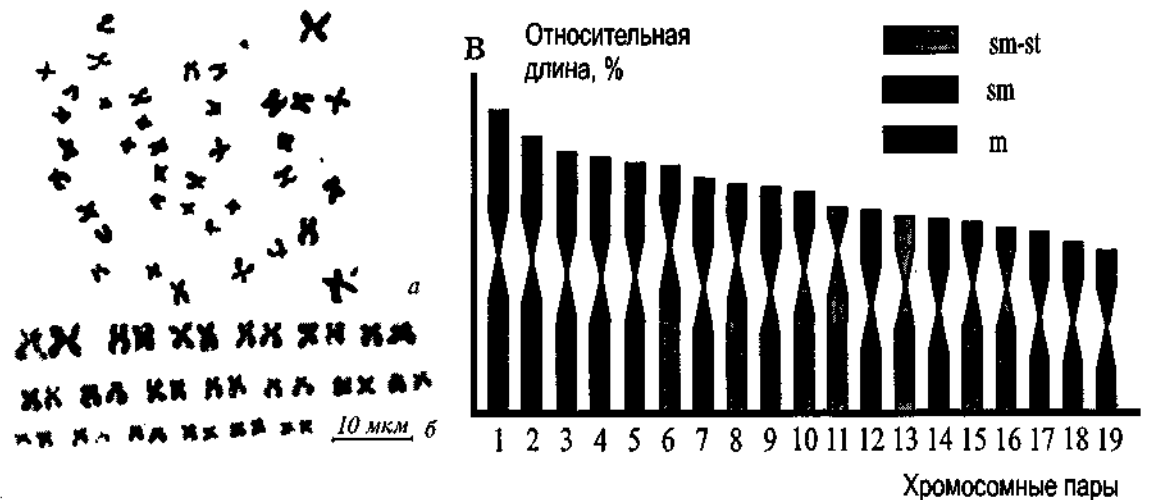


Рис. 4. Хромосомы *Pseudanodonta complanata* (×900): а — метафазная пластинка; б — кариотип; в — идиограмма, построенная по данным измерения относительных длин и центромерных индексов.

Fig. 4. Chromosomes of *Pseudanodonta complanata* (×900): а — metaphase chromosomes; б — karyotype; в — idiogram based on the values of relative length and centromerix index of chromosomes.

маркерными. У полесских популяций *P. s. complanata* эти хромосомы субметацентрические (центромерные индексы соответственно — 36,47 и 36,14%), а у *P. kletti* — метацентрические (центромерные индексы 40,87% и 46,55%), в популяции *P. s. complanata* из Харьковской обл. 11-я хромосома является субтелоцентриком (центромерный индекс 25,81%) (табл. 3, 4). Вероятно, это результат перицентрической инверсии.

Делать выводы о кариологических особенностях подсемейства Pseudanodontinae в целом несколько преждевременно, так как хромосомные наборы описаны у небольшого числа видов. Результаты наших исследований кариотипов *Pseudanodonta* подтверждают стабильность хромосомных наборов пресноводных моллюсков семейства

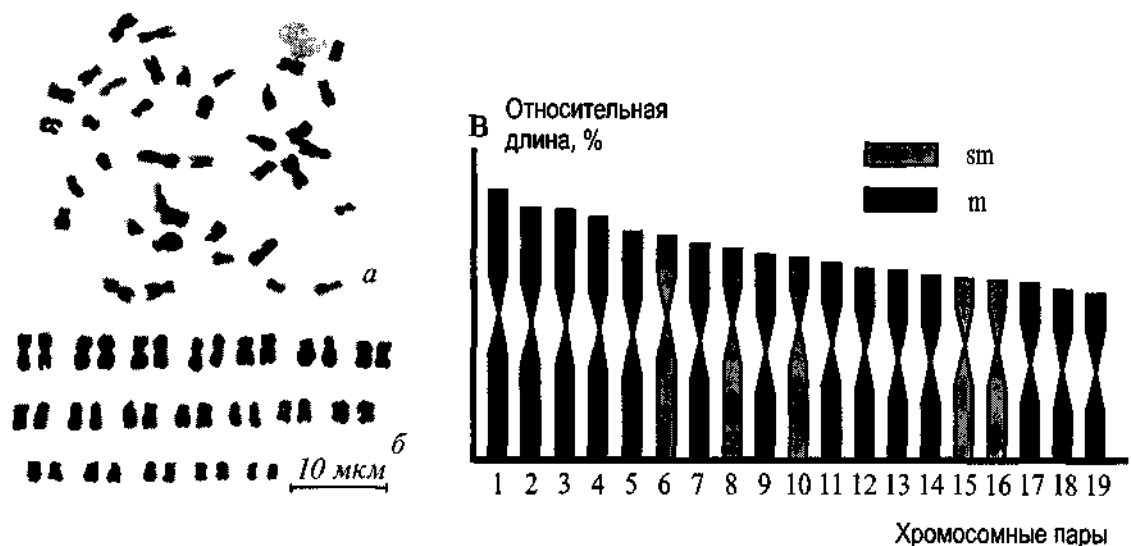


Рис. 5. Хромосомы *Pseudanodonta kletti* ($\times 900$): а — метафазная пластинка; б — кариотип; в — идиограмма, построенная по данным измерения относительных длин и центромерных индексов.

Fig. 5. Chromosomes of *Pseudanodonta kletti* ($\times 900$): а — metaphase chromosomes; б — karyotype; в — idiogram based on the values of relative length and centromerix index of chromosomes.

Unionidae. У 15 североамериканских перловицевых (Jenkinson, 1976; Park, Burch, 1995), 2 видов унионид из Японии (Nadamitsu, Kanai, 1975), 3 европейских видов (Griethuysen et. al., 1969; Vitturi et. al. 1982), 8 видов наяд из Кореи (Park, Kwon, 1991) диплоидное число также составляет 19 пар ($2n=38$). То же число отмечает Я. Баршене для 3 видов унионид из водоема-охладителя Литовской ГРЭС (Баршене, Петкявичюте, 1988), а мы указали для 2 видов рода *Unio* из водоемов Украинского Полесья (Мельниченко, 2000) (табл. 1). Очевидно, эволюция родов и видов этого древнего семейства, известного с юры (Старобогатов, 1970) проходила без изменения хромосомных чисел. Вероятно, существовали другие механизмы, обеспечивающие репродуктивную изоляцию в этой группе. Так, исследования репродуктивных циклов перловицевых (Жадин, 1938; Стадниченко, 1984; Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993; Янович, Стадниченко, 1996; Янович, 1998) показали отличия в протекании гаметогенеза и нереста у разных представителей семейства, которые могли бы обеспечить такую изоляцию.

Благодарности

Авторы выражают признательность г-ну Х. Иеяме (университет Эхим, Мацуяма, Япония) за помощь в работе с литературой.

Антонова Л. А. Раковины глохидиев видов рода *Pseudanodonta* // Моллюски, результаты и перспективы их исследований. — Л.: Наука, 1987. — Сб. 8 — С. 203–205.

Баршене Я. В. Кариотипы моллюсков // Методы изучения двухстворчатых моллюсков. — Л., 1990. — С. 37–44.

Баршене Я., Петкявичюте Р. Цитогенетические особенности унионид, обитающих в водоеме-охладителе Литовской ГРЭС // Acta hydrobiologia Lituanica. — 1988. — 7. — С. 11–24.

Жадин В. И. Моллюски семейства Unionidae. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — 167 с. — (Фауна СССР).

Иванчик Г. С. Материалы по размножению двухстворчатых моллюсков (сем. унионид) в верх. течении рек Днестр, Прут и Серет // Фауна Молдавии и ее охрана. — Кишинев: Изд-во Кишинев. ун-та, 1970. — С. 57–59.

Лакин Г. Р. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1973. — 343 с.

Львова А. А., Макарова Г. Е. Исследования репродуктивного цикла // Методы изучения двухстворчатых моллюсков. — Л., 1990. — С. 101–102.

- Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных / Под ред. Н. Н. Воронцова. — М.: Мир, 1986. — 272 с.
- Мельниченко Р. К. Сравнительно-кариологический анализ двух видов рода *Unio* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) // Вестн. зоологии. — 2000. — № 1–2. — С. 85–88.
- Стадниченко А. П. Перлівниці. Кулькові. — К.: Наук. думка, 1984. — 384 с. (Фауна України).
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. — Л.: Наука, 1970. — 370 с.
- Троцкий С. К. Материалы по размнож. унионид в водоемах Рост. обл. и Красн. края // Тр. Рост. обл. биол. о-ва. — 1939. — С. 77–102.
- Янович Л. Н., Стадниченко А. П. Репродуктивные циклы перловицевых Центрального Полесья // Вестн. зоологии. — 1996. — № 4–5. — С. 16–23.
- Янович Л. М. Розмноження перлівницьких (Bivalvia: Unionidae) в умовах Центрального Полісся України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1998. — 15 с.
- Griethuysen G. A., Kiatu B., Butot L. J. M. Chromosomes of *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) and *Unio pictorum* (L., 1758) (Mollusca, Bivalvia; Unionidae) // Basteria. — 1969. — 33, N 1–4. — P. 51–56.
- Jenkinson J. J. Chromosome numbers of some north American naiads (Bivalvia: Unionacea). (Abstract) // Bulletin of the American Malacological Union, Inc., for 1976. — 1976. — P. 16–17.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A. Nomenclature for centromeric position of chromosomes // Hereditas. — 1964. — 52. — P. 201–220.
- Nadamitsu S., Kanai T. On the chromosomes of three species in two families of fresh water Bivalvia // Bulletin of Hiroshima Women's University. — 1975. — 10. — P. 73.
- Park G.-M., Burch J. B. Karyotype analyses of six species of North American fresh-water mussels (Bivalvia, Unionidae) // Malacological Review. — 1995. — 28. — P. 43–61.
- Park G.-M., Kwon O. K. Chromosomal study of seven species of Unionidae (Bivalvia: Palaeoheterodonta) in Korea // Korean Journal of Malacology — 1991. — 7. — C. 12–29.
- Piechocki A., Dyduch-Falniowska A. Mięczaki. Małże. — Warszawa: Wyd. Naukowa PWN, 1993. — 204 s.
- Vitturi R., Rasotto M. B., Farinella-Ferruzza N. The chromosomes of 16 molluscan species // Boll. Zool. — 1982. — 49. — P. 61–71.